

КОММУНАЛЬНАЯ ПОЛИАНДРИЯ У ТОНКОКЛЮВОЙ КАМЫШЕВКИ: ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ

П.В. Квартальнов

Communal polyandry in Moustached Warbler: features of bird behaviour. - P.V. Kvartalnov. - Berkut. 11 (2). 2002. - Probable case of communal polyandry was discovered in Moustached Warbler (*Acrocephalus melanopogon albiventris*) population at the South of Russia. At the territory of paired male appeared the satellite male. He took part in pursuits of female that finished by copulations of the female with one of the males. During egg laying period both males were regularly seen near the nest; the owner male showed distinct dominant poses towards the satellite male when the latter tried to approach to his mate (Fig.). Only the owner male fed the female during incubation period, shared part in incubation and brooding. Both males fed chicks. The aid of males in guarding the nest seemed to be ineffective. [Russian].

Key words: Moustached Warbler, *Acrocephalus melanopogon*, behaviour, breeding, polyandry.

Address: P.V. Kvartalnov, Moscow University, biological department, Vorobievy gory, 119889 Moscow, Russia; e-mail: cettia@yandex.ru.

Коммунальная полиандрия – система брачных отношений у птиц, при которой несколько самцов имеют возможность размножаться с одной самкой и участвуют в заботе о потомстве одного гнезда (Oring, 1980). Впервые случай коммунальной полиандрии был отмечен у дятла *Melanerpes formicivorus* (Michael, 1927; цит. по: Koenig, Mumme, 1987). Этот вид относится к коммунально гнездящимся птицам, у которых в воспитании потомства пары принимают участие ее потомки, оставшиеся после обретения самостоятельности на территории родителей (так называемые “помощники”). В случае смены размножающейся самки или одновременного занятия новой территории несколькими самцами, находившимися ранее на положении “помощников” при одном гнезде, в процесс размножения могут вступать несколько особей (Koenig, Mumme, 1987). В этих ситуациях они состоят в родственных отношениях, как, соответственно, отец и сын или родные братья. В таком варианте коммунальная полиандрия отмечена еще у нескольких видов, для которых характерно “помощничество” (Magrath, Whittingham, 1997).

У некоторых птиц коммунальная полиандрия возникает вне связи с явлением “помощничества”. В этих случаях обитают на

одной территории и вступают в брачный союз с одной самкой неродственные между собой самцы. В настоящее время известно несколько видов, у которых подобные отношения наблюдаются регулярно. Они распространены среди завирушек (*Prunella modularis* (Davies, 1985), *P. collaris* (Lamgore et al., 1996), *P. fulvescens* (Ковшарь, 1981)). Отмечены также у галапагосского канюка (*Buteo galapagoensis* (DeLay et al., 1996)), султанки (*Porphyrio porphyrio* (Craig, 1984)), чилийского поморника (*Catharacta lonnbergi* (Young, 1998)), таитянской (*Acrocephalus vaughani* (Brooke, Hartley, 1995)) и африканской (*A. baeticatus* (Elging et al., 2001)) камышевок и нескольких других видов. Для части из них коммунальная полиандрия наблюдается только в некоторых из изученных популяций, причины ее возникновения, функциональная роль и сопутствующие особенности поведения птиц недостаточно выяснены.

Существование коммунальной полиандрии у тонкоклювой камышевки (*Acrocephalus melanopogon*) было продемонстрировано австрийскими исследователями (Fessl et al., 1996). В изучаемой ими популяции (Австрия, оз. Нойзидлерзее) примерно при 50 % гнезд находились “дополнительные” самцы (самцы-сателлиты), при-



нимавшие участие в инкубации кладок, кормлении птенцов и защите гнезд от хищников (Fessl et al., 1998). Анализ ДНК позволил установить, что в соответствующих гнездах доля птенцов, чьими отцами являлись самцы-сателлиты, достигала 50–100 % (Fessl et al., 1998). Подробности взаимоотношений птиц в составе полиандрийных трио и масштабы распространения такой формы брачных отношений у тонкоклювой камышевки остались невыясненными.

Наши наблюдения, проведенные в Восточном Приазовье, позволили получить дополнительные сведения о коммунальной полиандрии у этого вида. В отличие от тонкоклювых камышевок Западной Европы, относящихся к номинативному подвиду (*A. m. melanopogon*), птицы из Восточного Приазовья относятся к форме *A. m. albiventris* (Казаков, 1974), часто рассматривающейся в составе подвида *A. m. mimicus* (Svensson, 1992).

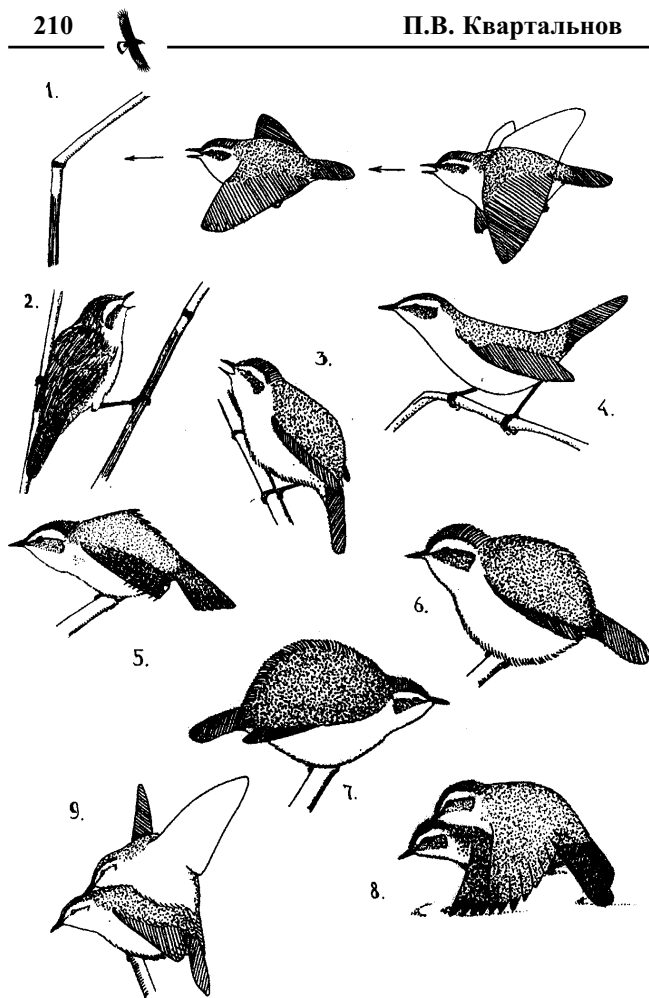
Наблюдения проводили в плавнях нижнего течения р. Челбас, в Каневском районе Краснодарского края, на территории о/х Сладколиманское. Основные черты биологии тонкоклювой камышевки в этом районе описаны Л.В. Маркитан (2001). Тонкоклювая камышевка является здесь обычным видом. Она гнездится в зарослях чакана (*Typha angustifolia*) и тростника (*Phragmites australis*), растущих над водой в акватории плавней и лиманов. В отличие от других обитающих здесь видов камышевок, избегает встречаться в наземной и прибрежной растительности, предпочитая занимать удаленные от берега участки (Иваницкий и др., 2002).

Наблюдения были начаты 11.04.2002 г. Прилет первых птиц отмечен в ночь 13–14.04. В первый день прилетевшие самцы заняли и начали рекламировать пением территории. В этот же день начаты наблюдения за одним самцом, часть территории которого была доступна для обследования без применения лодки. Она включала периферию прибрежных зарослей тростника и заросли чакана с редким тростником. Наблю-

дения мы ограничили территорией одного самца, так как основные усилия в этом сезоне предполагалось сосредоточить на изучении поселения индийской камышевки (*A. agricola*) и камышевки-барсучка (*A. schoenobaenus*), на участке тростников, удаленном от берега плавней. Территорию самца тонкоклювой камышевки посещали ежедневно (за исключением нескольких дней, пришедшихся на период насиживания кладки), время наблюдений каждый день составляло от 0,5 до 3 часов. Значительная часть наблюдений за птицами выполнена с расстояния 1–7 м от них. Камышевок в составе полиандрийного трио различали по особенностям поведения и некоторым деталям окраски. При описании взаимоотношений птиц мы пользовались терминологией, использованной в работе N.B. Davies, A.I. Houston (1983).

После двух дней активного пения акустическая активность самца заметно снизилась (16–18.04), затем снова возросла. Площадь опеваемой территории составляла около 500 м². Самец пел, сидя на стеблях тростника над зарослями чакана, или на периферии тростниковых крепей, в среднем ярусе. 22.04 впервые было отмечено пение самца в полете (перелетая от одной присады до другой, в среднем ярусе (рис.)). Проявление этой формы поведения мы связываем с появлением самки на его территории.

Самку удалось увидеть только 24.04. В этот день она уже строила гнездо (первый день строительства), собирая материал как в ближайших окрестностях гнезда, так и на удалении от него (до 20 м). Гнездо помещалось в куртине чакана, низко над водой. Интенсивность строительства, по наблюдениям 25.04 (8⁴⁵–11⁰⁶), составляла 19,6 приносов материала в час. Основным материалом служила растительная ветошь (кусочки прошлогодних листьев чакана и тростника), доставаемая самкой из воды. Кроме того, самка собирала пух чакана, паутины коконов насекомых, отщипывала веточки метелок тростника и кусочки листьев чакана.



Некоторые элементы поведения тонкоклювой камышевки: 1 – полет с песней самца; 2, 3 – пение самца с присады; 4 – самец-сателлит, приближающийся к самке в отсутствие самца-хозяина; 5 – самка, показывающая готовность к спариванию; 6, 7 – позы доминирования, принимаемые самцом-хозяином; 8 – спаривание; 9 – спаривание у камышевки-барсучка.

Some features of Moustached Warbler behaviour: 1 – male song flight; 2, 3 – male, singing from the perch; 4 – satellite male, approaching to the female in the absence of her mate; 5 – female showing her readiness for copulation; 6, 7 – owner male domination poses; 8 – copulation; 9 – copulation of Sedge Warblers.

В период, когда самка строила гнездо, самец не сопровождал ее: он пел на периферии территории, в 15–30 м от места расположения гнезда. Время от времени самка делала перерывы в гнездостроительной

деятельности и летела к самцу, издавая особые позывки. Приблизившись к самцу, она принимала позу готовности к копуляции (рис.). Не переставая подавать голос, самка горбилась, топорщила оперение, начинала трепетать чуть отведенными в стороны крыльями. Иногда она при этом раскрывала хвост. Самец, заметив самку, подлетал к ней. Самка, при его приближении, делала агрессивный выпад, обращая открытый клюв в его сторону, чем заставляла самца отлететь. Сразу же после этого она вновь принимала описанную позу готовности к копуляции. После нескольких неудачных попыток совершить садку, самец начал гоняться за самкой. В конце продолжительной погони он, наконец, прижимал ее к воде у оснований куртин чакана. Придерживая самку за загривок и удерживая опущенными крыльями, самец совершал копуляцию, которая длилась не более нескольких секунд (рис.). После спаривания птицы продолжали оставаться поблизости друг от друга, пока самка приводила в порядок намокшее оперение.

В других случаях самка принимала позу готовности к спариванию поблизости от гнезда, к которому самец прилетал молча. В период

строительства гнезда самец после копуляции улетал на периферию территории, самка продолжала строить гнездо. Первую погоню самца за самкой наблюдали в день начала строительства гнезда – 24.04. Мо-



мент копуляции наблюдали на следующий день.

26.04, в последний день строительства гнезда, на территории самца, за которым вели наблюдения, был отмечен самец-сателлит. Два самца, из которых один был самцом-хозяином, гонялись за издававшей позывки и принимавшей позу готовности к копуляции самкой. Как и в описанных выше случаях, едва одному из самцов удавалось приблизиться к ней, самка делала агрессивный выпад в его сторону, после чего возобновляла демонстрацию. Время от времени, утомившись, птицы застывали, сидя на стеблях тростника. Все внимание самцов было обращено на самку, они спокойно сидели на расстоянии менее чем 0,5 м один от другого. Когда самке удавалось скрыться, и погоня прекращалась, самец-хозяин прогонял второго самца. Этому предшествовала принимаемая самцом-хозяином поза агрессии: прижатое оперение на голове и обращенный в сторону соперника раскрытый клюв. Через некоторое время вылетала самка, оба самца возвращались и принимались опять гоняться за ней. В конце концов, одному из самцов удавалось прижать самку к воде и совершить копуляцию. Вскоре демонстрации самки и погоня самцов за ней возобновлялись. В описываемом случае копуляция имела место не менее 3 раз. Самка показывала готовность к спариванию только в присутствии самца-хозяина. В отсутствие его, она сразу же прогоняла самца-сателлита, не позволяя себя сопровождать.

Последний раз процесс спаривания (опять с участием двух самцов) наблюдали 27.04. Не исключено, что копуляция имела место и на следующий день. Самец-хозяин продолжал эти дни петь, в том числе – исполнял песню и в полете. В основном он пел, сидя на стебле тростника, на расстоянии не менее 5 м от гнезда. В то же время он ревностно охранял свою территорию от посторонних камышевок, прекращая пение, едва только замечал промелькнувшую в тростниках птицу. Его реакция по отно-

шению к самцу-сателлиту продолжала оставаться терпимой. Самец-сателлит, в свою очередь, участвовал в охране территории: 1.05, когда самец-хозяин с самкой находились у гнезда, самец-сателлит прогнал за пределы гнездовой территории другую птицу.

Первое яйцо было отложено самкой 29.04, последнее (третье) – 1.05. В период откладки яиц оба самца присутствовали у гнезда, хотя самка не демонстрировала поведения готовности к спариванию. Самец-хозяин в эти дни регулярно сопровождал самку: распушив оперение (поза комфорта), оба члена пары отдыхали рядом друг с другом в куртинах чакана, или перемещались, кормясь, в окрестностях гнезда. При этом то самец, то самка следовали за своим партнером. Утром 1.05 оба самца и самка сидели в одной куртине рядом с гнездом, каждый на расстоянии около 30 см от другого. Самец-сателлит время от времени пытался подлететь к самке. Замечая его намерения, самец-хозяин и самка распушали оперение туловища и головы. Самец-хозяин принимал позу доминирования: раздувался, набирая воздух в воздушные мешки (рис.). При этом он прикрывал глаза и медленно покачивал головой из стороны в сторону, зевая широко раскрытым ртом. Как только самец-сателлит подлетал к самке, та отгоняла его, а затем самец-хозяин гнал самца-сателлита к периферии территории. Через некоторое время трех птиц опять можно было видеть у гнезда.

Самка садилась на гнездо в день откладки последнего яйца, плотное насиживание началось на следующий день. 2.05 самец-сателлит еще пытался приблизиться к самке, в том числе – когда она сидела на гнезде. Самка прогоняла его с громким криком, услышавший ее самец-хозяин включался в погоню. 3–4.05 самец-сателлит у гнезда не отмечен, в дальнейшем его не встречали вплоть до момента вылупления птенцов. Самец-хозяин в эти дни находился неподалеку от гнезда, собирая корм для самки. Набрав его, он запевал (в зарослях, не ближе



15 м от гнезда). Самка, заслышав пение, летела к нему и выпрашивала корм в позе птенца: раскрыв клюв, издавая крики и трепеща крыльями.

5–14.05 самка продолжала насиживать кладку. Ни один из самцов в это время не был отмечен у гнезда (за 5,5 часов наблюдений), хотя есть основания полагать, что самец-хозяин принимал участие в насиживании. В период выкармливания птенцов трех птиц можно было различить по степени изношенности оперения нижней стороны тела. Так, коричневый налет, характерный для птиц в свежем перье и сохранившийся у самца-сателлита, почти пропал у самца-хозяина. У самки нижняя сторона тела стала чисто-белой. Мы полагаем, что степень изношенности оперения определялась долей участия птицы в инкубации кладки. В то же время, демонстрация в окрестностях гнезда записанного на диктофон голоса самца тонкоклювой камышевки привлекала одну только самку. Она же одна пыталась прогнать от гнезда поющего рядом самца дроздовидной камышевки (*A. arundinaceus*). Участие в инкубации как самца-хозяина, так и, в ряде случаев, самца-сателлита было показано австрийскими орнитологами (Fessler et al., 1996).

Два птенца вылупились утром 15.05, третий – на следующий день. 15.05 птенцов наравне с самкой кормил самец-хозяин. В период наблюдений (10⁰⁷–12¹⁰) самка кормила птенцов 7 раз в час, самец-хозяин – 4 раза в час, обогревала птенцов в этот день только самка (47 мин/час). На следующие сутки (16.05) в кормлении принимали участие 3 птицы: самка (7 раз/час), самец-хозяин (4,7 раз/час), самец-сателлит (0,3 раза/час), период наблюдений – 8²³–11³³. Садлись обогревать птенцов самка (47,7 мин/час) и самец-хозяин (1,5 мин/час). При появлении поблизости от гнезда дроздовидной камышевки, воспринимаемой тонкоклювыми камышевками в качестве хищника (по нашим наблюдениям, дроздовидные камышевки изредка расклеивают яйца в гнездах), самка пыталась ее про-

гнать, издавая тревожные крики. Самец-хозяин летал в это время за самкой, самец-сателлит в попытках отогнать дроздовидную камышевку вовсе не участвовал. Таким образом, помощь самцов в защите гнезда не была эффективной.

17.05 гнездо оказалось разоренным, скорее всего – волчком (*Ixobrychus minutus*) Тонкоклювые камышевки покинули территорию, которая, в результате снижения уровня воды, стала малоприспособленной для гнездования.

Наши данные, наряду со сведениями, имеющимися в литературе, позволяют оценить значение коммунальной полиандрии для тонкоклювой камышевки. Нахождение такой формы брачных отношений в удаленных одна от другой точках ареала, у разных хорошо отличающихся подвидов, а также обнаружение комплекса поведения, связанного с образованием коммунальных союзов, указывает на то, что коммунальное гнездование появилось до дивергенции вида на ряд обособленных форм. Об этом же свидетельствует и частота нахождения полиандрийных трио: в плавнях р. Челбас, по наблюдениям Л.В. Маркитан (личн. сообщ.), самцы-сателлиты присутствуют не менее чем при четверти гнезд.

Как указывает L.W. Oring (1980), коммунальная полиандрия может возникать у видов, у которых соотношение полов сдвинуто в сторону преобладания самцов, а для успешной заботы о потомстве необходимо участие не менее двух птиц. О преобладании самцов в изучаемой ими популяции упоминают австрийские орнитологи (Fessler et al., 1996). По данным отловов в прилегающем к плавням р. Челбас лимане М. Куцеватый, проведенным в 1999–2002 гг. Л.В. Маркитан, В.В. Иванецким и И.М. Маровой (неопубликованные данные), соотношение полов составило 1,6:1, с преобладанием самцов (n = 34). По нашим наблюдениям, некоторые самцы, прилетевшие в числе первых (14.04) и занявшие подходящие для гнездования территории, не смогли привлечь самок и продолжали реклам-



ное пение, по крайней мере, до 13.05. Происхождение самцов-сателлитов пока не выяснено. Возможно, в качестве таковых могут выступать самцы, изначально территориальные, соседи тех самцов, которые смогли привлечь самок. В. Fessl с соавторами (1996) полагают, что для второго цикла гнездования самка тонкоклювой камышевки может образовывать пару с самцом, находившимся ранее при ее гнезде на положении сателлита, однако эти данные пока не подтверждены наблюдениями за индивидуально распознаваемыми птицами.

Поведение спаривания, отмеченное нами у тонкоклювой камышевки, отличается своеобразием. У близкого вида, камышевки-барсучка, существует два варианта спаривания (наши наблюдения; см. также: Cramp, 1992): “добровольная”, когда самка в ответ на демонстрации самца показывает готовность к копуляции и позволяет себя оплодотворить (не пытаясь улететь от самца (рис.)), и “насильственная”, когда самец начинает гнаться за самкой, прижимает ее к земле и спаривается, не дожидаясь демонстраций со стороны самки.

Описанное поведение при копуляции, по нашему мнению, дополнительно свидетельствует о характерности коммунальной полиандрии для тонкоклювой камышевки, и указывает на возможные предпосылки ее возникновения. Поведение самки этого вида при копуляции, уменьшая риск совершения внебрачных копуляций в отсутствие самца-хозяина, избавляет его от необходимости постоянно сопровождать самку в период готовности последней к спариванию. Такое сопровождение самцом самки (“mate-guarding”) наблюдается у многих воробьиных птиц. Оно снижает вероятность внебрачных копуляций (Björkind, Westman, 1983; Gowaty et al., 1989; Komdeur et al., 1999), но также снижает эффективность кормления (и, вероятно, других видов деятельности) членов пары (Davies, 1985; Komdeur, 2001). Кроме того, оно увеличивает риск демаскировки гнезда. Для тонкоклювой камышевки, обитающей в

биотопе с малой продуктивностью (см.: Leisler et al., 2002) и высоким прессом хищников, описанное нами поведение при копуляции приобретает несомненные адаптивные преимущества. Кроме того, оно способствует образованию и поддержанию полиандрийных трио, распределяя доступ к копуляции между самцами в соответствии с их физическими данными. У родственного вида, верглювой камышевки (*A. paludicola*), для которой характерен промискуитет без образования брачных союзов, в процессе копуляции также проверяются физические данные самца: последний должен оставаться в положении садки длительное время – $23,7 \pm 11,8$ мин. (Schulze-Hagen et al., 1999).

Причиной, по которой самец-хозяин терпеливо относится к обитанию на его территории самца-сателлита, может быть получаемая им выгода от участия последнего в заботе о птенцах. Кроме того, самцы-сателлиты помогают охранять территорию и находящуюся на ней самку. Обоснование такой роли самцов-сателлитов, допускаемых самцами-хозяевами на свои территории, представили N.B. Davies, A.I. Houston (1983) и J.L. Craig (1984).

В заключение хотелось бы исправить одну касающуюся тонкоклювой камышевки ошибку, бытующую в русскоязычной литературе. В статье А.Н. Пославского (1976), использованной для составления сводки И.А. Кривицким (2000), описано обитание тонкоклювых камышевок на островах Каспия в несвойственном им биотопе (кусты тамариска на суше) с необычно высокой плотностью. Приведенные в указанной статье сведения по фенологии, устройству гнезд и особенностям биологии птиц не оставляют сомнений в том, что они относятся к индийской камышевке. В этом нас убеждают наши данные по гнездованию индийской камышевки в Калмыкии (Квартальнов и др., 2001; Иваницкий и др., 2002).

Благодарим за предоставленные материалы Л.В. Маркитан, В.В. Иваницкого и И.М. Марову, за помощь в поиске литера-



туры – Г.А. Базыкина и М.В. Калякина. Возможность осуществления работ на территории Сладколиманского о/х предоставлена В.М. Медведевым. Работа поддержана РФФИ (гранты №№ 01-04-4868 и 02-04-06502).

ЛИТЕРАТУРА

- Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В. (2002): Структура и динамика сообщества камышевок *Acrocephalus* (Passeriformes, *Sylviidae*) на степных озерах. - Зоол. ж. 12: 833-840.
- Казаков Б.А. (1974): Распространение и систематический статус тонкоклювой камышевки (*Luscinola melanopogon* Temm.) в европейской части ареала. - Вестн. зоол. 2: 15-19.
- Квартальнов П.В., Иваницкий В.В., Марова И.М. (2001): Социальная организация и репродуктивное поведение индийской камышевки. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: "Матбугат йорты". 294-295.
- Ковшарь А.Ф. (1981): Особенности размножения птиц в субвысокогорье. Алма-Ата: "Наука" КазССР. 1-260.
- Кривицкий И.А. (2000): Птицы СССР. Славковые. Харьков: Харьков. нац. ун-т. 1-171.
- Маркитан Л.В. (2001): О размножении тонкоклювой камышевки в Восточном Приазовье. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: "Матбугат йорты". 400-401.
- Пославский А.Н. (1976): Приспособление некоторых птиц водно-болотного комплекса к гнездованию в южных пустынях. - Вестн. зоол. 5: 36-41.
- Björkkind M. & Westman B. (1983): Extra-pair copulations in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). A removal experiment. - Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 271-275.
- Craig J.L. (1984): Are communal pukeko caught in the prisoner's dilemma? - Behav. Ecol. Sociobiol. 14: 137-146.
- Cramp S. (ed.) (1992): The birds of the Western Palearctic. Oxford – N.Y.: Oxford Univ. Press. 6: 1-728.
- Davies N.B. (1985): Cooperation and conflict among dunlocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. - Anim. Behav. 33: 628-648.
- Davies N.B., Houston A.I. (1983): Time allocation between territories and flocks and owner-satellite conflict in foraging Pied Wagtails, *Motacilla alba*. - J. Anim. Ecol. 52: 621-634.
- De Lay L.S., Faaborg J., Naranjo J., Paz S.M., de Vries T. and Parker P.G. (1996): Paternal care in the cooperatively polyandrous Galapagos Hawk. - Condor. 98: 300-311.
- Elging C.M., Komdeur J., Buys J., Reemer M., Richardson D.S. (2001): Island in a desert: breeding ecology of the African Reed Warbler *Acrocephalus baeticatus* in Namibia. - Ibis. 143: 482-493.
- Fessl B., Hoi H., Dierkes P. (1998): Helper strategies and extra pair young in the social monogamous Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon*. - Ostrich. 69: 320.
- Fessl B., Kleindorfer S., Hoi H. (1996): Extra male parental behaviour: evidence for an alternative mating strategy in the Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon*. - J. Avian Biology. 27: 88-91.
- Gowaty P.A., Plissner J.H. & Williams T.G. (1989): Behavioural correlates of uncertain parentage: mate guarding and nest guarding by eastern bluebird *Sialia sialis*. - Anim. Behav. 38: 272-284.
- Koenig W.D., Mumme R.L. (1987): Population ecology of the cooperatively breeding Acorn Woodpecker. Princeton: Princeton Univ. Press. 1-436.
- Komdeur J. (2001): Mate guarding in the Seychelles warbler is energetically costly and adjusted to paternity risk. - Proc. R. Soc. Lond. B. 268: 2103-2111.
- Komdeur J., Kraaijeveld-Smit F., Kraaijeveld K., Edelaar P. (1999): Explicit experimental evidence for the role of mate guarding in minimizing loss of paternity in the Seychelles warbler. - Proc. R. Soc. Lond. B. 266: 2075-2081.
- Langmore N.E., Davies N.B., Hatchwell B.J., Hratley I.P. (1996): Female song attracts males in the alpine accentor. - Proc. R. Soc. Lond. B. 263: 141-146.
- Leisler B., Winkler H. & Wink M. (2002): Evolution of breeding systems in Acrocephaline warblers. - Auk. 119: 379-390.
- Magrath R.D., Whittingham L.A. (1997): Subordinate males are more likely to help if unrelated to the breeding female in cooperatively breeding white-browed scrubwrens. - Behav. Ecol. Sociobiol. 41: 185-192.
- Oring L.W. (1980): Avian mating systems. - Avian biology. Orlando. 6: 1-92.
- Schulze-Hagen K., Leisler B., Schäfer H.M., Schmidt V. (1999): The breeding system of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* – a review of new results. - Vogelwelt. 120: 87-96.
- Svensson L. (1992): Identification guide to European Passerines. Stockholm. 1-368.
- Young E.C. (1998): Dispersal from natal territories and the origin of cooperatively polyandrous groups in the Brown Skua. - Condor. 100: 335-342.



П.В. Квартальнов,
МГУ им. М.В. Ломоносова,
биологический ф-т,
Воробьевы горы, Москва,
119889, Россия (Russia).